

VU Research Portal

Verborgen variatie : de rol van fenotypische plasticiteit in evolutie

Ellers, J.

2006

document version

Publisher's PDF, also known as Version of record

[Link to publication in VU Research Portal](#)

citation for published version (APA)

Ellers, J. (2006). *Verborgen variatie : de rol van fenotypische plasticiteit in evolutie*. Vrije Universiteit Amsterdam, Faculteit der Aard- en Levenswetenschappen.

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

E-mail address:

vuresearchportal.ub@vu.nl

Verborgen variatie: de rol van fenotypische plasticiteit in evolutie

prof.dr. J. Ellers



00097

ZB

vrije Universiteit amsterdam



- . 00097.28

Verborgen variatie: de rol van fenotypische plasticiteit in evolutie

prof.dr. J. Ellers

*Rede uitgesproken bij de aanvaarding van het ambt van hoogleraar
Evolutionaire Ecologie op de Fenna Diemer-Lindeboom leerstoel aan de faculteit
der Aard- en Levenswetenschappen van de Vrije Universiteit Amsterdam op
9 november 2006.*

vrije Universiteit amsterdam





Mijnheer de rector magnificus, dames en heren,

De leerstoel die ik met het uitspreken van deze rede officieel aanvaard, betreft de evolutionaire ecologie. Evolutionaire ecologie bestudeert hoe ecologische processen de evolutie van eigenschappen en van soorten beïnvloeden. De naam zegt het al: het is een integratieve discipline die enerzijds nauw aansluit bij de ecologie, en anderzijds sterk leunt op de evolutiebiologie. Ik zal daarom beginnen met u het een en ander te vertellen over deze twee onderzoeksgebieden alvorens uit een te zetten hoe ik vorm wil geven aan evolutionaire ecologie binnen het kader van deze leerstoel.

Ecologen bestuderen de relaties van organismen met hun omgeving en met andere organismen. Planten en dieren zijn afhankelijk van water, licht, temperatuur en andere fysische factoren in hun directe leefwereld. Zonder de juiste omgevingsfactoren kunnen planten en dieren niet overleven en reproductie vergt vaak zelfs nog stringenter condities. Daarnaast analyseert de ecologie ook competitieve en consumptieve interacties tussen soorten en individuen, zodat duidelijk wordt hoeveel individuen van welke soorten er mogelijk in een gebied kunnen samen leven. Deze informatie kan worden samengevat in een voedselweb waarin de relaties tussen soorten worden weergegeven. Door middel van experimenten en wiskundige modellen kunnen voorspellingen worden gedaan over de stabiliteit van de soortensamenstelling in het gebied, de productiviteit van het systeem, en het aantal soorten dat zich op de lange termijn in het systeem kunnen handhaven.

Ecologie staat vrijwel dagelijks in het nieuws: menselijk handelen berokkent in het algemeen grote schade aan ecosystemen. In

"Ecologische
voorspellingen zijn
vaak accuraat..."

Nederland luidden ecologen vorig jaar de alarmklok over de schadelijke gevolgen van de kokkelvisserij voor de waadvogels in de Waddenzee. Ook wereldwijd waarschuwen ecologen voor

onomkeerbare schade. De Verenigde Naties maakten afgelopen zomer bekend dat bij het onveranderlijk hoge tempo waarin het regenwoud door houtkap verdwijnt, de gorilla waarschijnlijk halverwege deze

eeuw uitgestorven zal zijn. Tijdens mijn postdoctorale onderzoek heb ik zes maanden in het regenwoud van Kameroen doorgebracht, en ben verscheidene keren gorilla's tegengekomen. Een overweldigende ervaring. Als we geen maatregelen nemen zal in de toekomst de bloedstollende brul waarmee gorilla's hun aanwezigheid kenbaar maken alleen nog maar in films als KingKong klinken. Als ook de populatiedynamica van de minder charismatische soorten zoals springstaarten en regenwormen wordt aangetast kan dit grote gevolgen hebben voor het functioneren van het ecosysteem. In onze vakgroep wijzen Herman Verhoef en Matty Berg in een publicatie in Science op het belang van bodemkruipers voor de samenstelling van de vegetatie.

De meeste ecologische voorspellingen zijn echter gebaseerd op de aanname dat de leefwijze van organismen onveranderd blijft. Een heel ander scenario ontstaat als plant of diersoorten in staat zijn hun leven en eetgewoonten aan te passen aan de veranderde omstandigheden. Denk bijvoorbeeld aan de blauwe reiger die 40 jaar geleden in Nederland een relatief schuwe vogel van natte gebieden was. Met het verdwijnen van zulke gebieden zou de blauwe reiger net als de andere voorheen talrijke Nederlandse reigerachtigen zoals de kwak en het woudaapje, in ons land

gedoemd zijn tot een "..."maar niet als de leefwijze van
marginaal bestaan. Maar organismen evolueert met de
terwijl de laatste twee veranderende omstandigheden"
soorten inderdaad op de
rode lijst terecht gekomen

zijn, is de blauwe reiger alleen maar toegenomen in aantal. Elke dag als ik van mijn huis in Amstelveen naar de Vrije Universiteit fiets kom ik blauwe reigers tegen die zich op daken, op lantaarnpalen of auto's prima thuisvoelen. Door het innemen van een nieuwe leefomgeving heeft de blauwe reiger zich kunnen handhaven in tegenstelling tot die andere reigersoorten.

Maar waarom kan de ene soort zich wel aanpassen en de andere niet? En is het mogelijk te voorspellen hoe eigenschappen van soorten veranderen? Hiermee komen we bij de andere poot van de evolutionaire ecologie: de evolutiebiologie. Evolutiebiologie bestudeert de verandering van eigenschappen en het ontstaan van

nieuwe soorten. De basisprincipes van evolutie zijn al terug te vinden in Darwin's belangrijkste werk uit de 19^e eeuw: "The origin of species". In het kort zijn er drie voorwaarden voor evolutie. De eerste vereiste voor evolutie is variatie tussen individuen. Van een bepaalde eigenschap bestaan dus verschillende varianten binnen een soort zoals witte en gele vleugelkleur bij de luzernevlinder. Ten tweede moet die variatie erfelijk zijn, wat betekent dat de eigenschappen van de ouders worden overgedragen op het nageslacht. Gele luzernevlinders krijgen dus gele nakomelingen. En de derde voorwaarde is dat variatie leidt tot verschillen in reproductie. Natuurlijke of seksuele selectie op bv. gele vleugelkleur kan leiden tot een groter aantal nakomelingen voor gele vlinders. Als aan deze drie voorwaarden voldaan wordt, zal in de volgende generatie het relatieve aandeel van de verschillende varianten veranderd zijn. Er zijn dan dus proportioneel meer gele vlinders in de volgende generatie. Het gaat te ver om hier de genetica die ten grondslag ligt aan de variatie tussen individuen of de precieze moleculaire mechanismen van overerving te bespreken. De moleculaire revolutie die zich de afgelopen jaren heeft afgespeeld, heeft het evolutionair onderzoek een fantastische impuls gegeven. De drie genoemde centrale principes van evolutie zijn echter niet veranderd.

Ook evolutie is een hot topic in de kranten en in het nieuws. Het meest in het oog springt natuurlijk de voortdurende strijd tussen evolutiebiologen aan de ene kant en sceptici van de evolutietheorie aan de andere kant. Het laatste jaar werd deze in Nederland nog eens extra aangewakkerd door de weblog van Maria van der Hoeven, waarin zij intelligent design als volwaardige theorie beschouwde en daarom het monopolie van de evolutietheorie in de biologieles ter discussie wilde stellen. Dit is echter voornamelijk een discussie die in de media wordt gevoerd door aanhangers van intelligent design. Voor biologen, en trouwens ook vele niet-biologen, is het centrale idee van de evolutietheorie onaantastbaar. Niet zozeer omdat de biologie niet openstaat voor nieuwe ideeën, en ook nog niet eens vanwege de overweldigende hoeveelheid bewijs voor de centrale principes van de evolutietheorie, maar simpelweg omdat de evolutietheorie zeer effectief is als gereedschap om inzicht in de biologische processen van het leven te krijgen. Zelfs in gevallen waar de evolutietheorie (nog)

geen verklaring kan bieden voor bepaalde fenomenen, biedt zij de mogelijkheid tot toetsbare voorspellingen en dat is de essentie van wetenschappelijk onderzoek. Het lijkt mij de verantwoordelijkheid van alle academici om de principes van gedegen wetenschappelijk onderzoek steeds weer onder de aandacht te brengen van het grote

"De mogelijkheid om
toetsbare voorspellingen te
doen is de essentie van
wetenschappelijk onderzoek"

publiek en de taak van
biologen in het bijzonder om
de essentie van de
evolutietheorie op de juiste
wijze te etaleren.
Tegelijkertijd moeten
biologen zich sterk maken

om de veel interessantere inhoudelijke ontwikkelingen die zich in de evolutiebiologie momenteel voltrekken ook in de volle aandacht van de media te krijgen. Alleen op deze manier kan wetenschappelijk onderzoek een prominentere plaats in onze samenleving veroveren.

Zoals u nu begrijpt is de evolutionaire ecologie een breed vakgebied dat zich niet alleen bezighoudt met de vraag HOE evolutie plaatsvindt maar ook vooral WAAROM? Die twee vragen zijn de basis van de wijze waarop ik vorm wil geven aan evolutionaire ecologie binnen het kader van deze leerstoel: door hoe en waarom vragen, oftewel proximate en ultimate benaderingen met elkaar te combineren.

Zoals duidelijk wordt uit de titel van mijn oratie wil ik me concentreren op het fenomeen fenotypische plasticiteit. Dit begrip vereist enige uitleg voor niet-biologen en daarom de volgende gedachteoefening. Ik wil u nu vragen goed om u heen te kijken. Links en rechts van u zitten uw medetoehoorders. Sommige van hen vertonen misschien bepaalde overeenkomsten met u, bv. in haarkleur, lengte of baardgroei, bij anderen vallen misschien juist de verschillen op, in geslacht, leeftijd, of postuur. Het zou u vooral moeten opvallen dat er een grote variatie aan menselijke verschijningsvormen aanwezig is. Dit is de individuele variatie die Darwin inspireerde, en wordt fenotypische variatie genoemd. Fenotypische variatie bestaat in alle soorten en maten, zoals in uiterlijk, morfologie, gedrag, maar ook in levensloopkenmerken zoals vruchtbaarheid en levensduur.

Dit is echter allemaal variatie die onmiddellijk meetbaar is. Er gaat een hele nieuwe wereld open als we nog een stapje verder gaan. Er is namelijk ook verborgen variatie die pas aan het licht komt onder bepaalde omstandigheden, een bepaalde omgeving of leefwijze. Ik vraag u nogmaals goed naar uw burens te kijken: hoe zou die persoon er uitzien als hij of zij regelmatig naar de sportschool zou gaan? Regelmatige oefeningen met gewichten en apparaten leiden tot een reductie van het vetpercentage en bij volharding tot een prachtige strakke buik of een goed ontwikkelde borstkas. Aan het genoom van de betreffende persoon is niets veranderd, het is de veranderde leefwijze die resulteert in een metamorfose van het fenotype. Deze veranderingen van het fenotype onder invloed van de omgeving noemen we fenotypische plasticiteit. Stel nu dat u en uw burens eenzelfde trainingsprogramma volgen. De kans is groot dat het effect nogal verschilt tussen u allen: bij de een vliegen de pondjes eraf terwijl een ander nauwelijks gewicht verliest ondanks alle trainingsarbeid. Hoewel de leefwijze nu onderling hetzelfde is, komen er verschillen aan het licht in de genetische gevoeligheid voor omgevingsfactoren.

Het bovenstaande voorbeeld weerspiegelt vier belangrijke elementen van fenotypische plasticiteit: 1. De verandering vindt plaats binnen het leven van een individu. Dit is op een veel kortere tijdschaal dan de evolutionaire veranderingen die zich over verschillende generaties voltrekken. 2. De verandering vindt plaats zonder dat er iets aan het genetisch materiaal gewijzigd is. Met dezelfde set genen, kan er dus een compleet ander uiterlijk ontstaan afhankelijk van de omgevingsfactoren. 3. De verandering vindt plaats onder invloed van de omgeving of de leefwijze. Met andere woorden, fenotypische plasticiteit is de interactie tussen genotype en omgeving. 4. Als laatste, en meest belangrijke voor mijn onderzoek, laat het bovenstaande voorbeeld zien dat de gevoeligheid voor omgevingsfactoren verschilt tussen individuen. Er is dus individuele variatie in de mate van fenotypische plasticiteit.

Ik noemde fenotypische plasticiteit al verborgen variatie. Deze variatie wordt alleen maar onthuld als de omstandigheden veranderen. Om fenotypische plasticiteit toch te kunnen kwantificeren, wordt gebruik

gemaakt van reactienormen. Een reactienorm is de lijn die de verandering in een eigenschap weergeeft als functie van de omgeving. In de figuur ziet u een reactienorm voor het gewicht van proefpersonen bij een leefwijze zonder en met sportbeoefening. Ali verliest veel gewicht bij regelmatige sportbeoefening ten opzichte van een sportloos leven. Bij Bert daarentegen heeft lichamelijke inspanning nauwelijks effect op het gewicht. De hellingshoek van de lijn geeft de mate van plasticiteit aan: alle lijnen lopen naar beneden wat betekent dat alle personen afvallen als zij meer bewegen, maar sommige lijnen zijn steiler dan anderen. Die personen zijn gevoeliger voor de hoeveelheid beweging dan anderen. De reactienorm is een standaard methode om de mate van fenotypische plasticiteit te meten voor allerlei eigenschappen en omgevingsfactoren.

Kan de mate van fenotypische plasticiteit ook evolueren? Aan de eerste voorwaarde voor evolutie is voldaan: er is individuele variatie

"De gevoeligheid voor
omgevingsfactoren
verschilt tussen
individueen"

in de mate van fenotypische plasticiteit. De tweede voorwaarde voor evolutie is dat variatie in plasticiteit erfelijk is. Verschillende onderzoeken hebben inderdaad laten zien dat ouders de mate van plasticiteit doorgeven aan hun

nakomelingen. Een mooi voorbeeld is het werk van Marcel Visser van het NIOO in Heteren aan fenotypische plasticiteit in eilegdatum van koolmezen. De datum waarop de eieren gelegd worden staat onder selectie omdat het belangrijkste voer van de jonge koolmezen, de rupsen van de wintervlinder, elk jaar eerder uitkomen door het warmere klimaat. Visser's onderzoeksgroep laat zien dat in de natuurlijke populatie koolmezen erfelijke variatie bestaat in de temperatuurgevoeligheid van de datum waarop het eerste legsel geproduceerd wordt: sommige mezenfamilies leggen in koude en warme jaren ongeveer op hetzelfde moment, terwijl andere families in warmere jaren hun legdatum sterk naar voren schuiven.

Onder welke omstandigheden leiden verschillen in fenotypische plasticiteit nu ook tot verschillen in reproductie, de derde voorwaarde voor evolutie? Theoretische modellen laten zien dat fenotypische

plasticiteit vooral voordelig is onder bij wisselende omgevingscondities. Om te begrijpen hoe dat in zijn werk gaat wil ik U nog één keer vragen terug te denken aan het voorbeeld van variatie in gewicht bij de mens. De adaptieve waarde van plasticiteit in gewicht is alleen te begrijpen als die geplaatst wordt

"Fenotypische plasticiteit is voordelig bij variërende omstandigheden"

in de prehistorische omstandigheden waaronder de mens zich ontwikkeld heeft. De vroege mens leefde waarschijnlijk als jager-verzamelaar en kon nog geen houdbare voedselvoorraden aanleggen. Hij was dus sterk afhankelijk van het fluctuerende voedselaanbod. Door middel van onderhuidse vetreserves kon de mens zich toch bufferen tegen tijden van voedselschaarste. De optimale plasticiteit in gewicht werd natuurlijk bepaald door lokale voedselomstandigheden en de kosten die er aan vetopslag verbonden zijn, zoals verminderde mobiliteit. Heden ten dage worden dan ook nog steeds verschillen gevonden in vetzucht bij verschillende volkeren. Natuurlijk blijft deze verklaring slechts een hypothese omdat zij niet te toetsen is, de mens is tenslotte maar één keer geëvolueerd. Om evolutionaire verklaringen van plasticiteit te toetsen is een experimentele aanpak nodig met replica's en controles, en daarvoor is dierexperimenteel onontbeerlijk.

In de rest van mijn rede wil ik u mijn visie voorleggen op de toekomst van het evolutionair ecologisch onderzoek aan fenotypische plasticiteit in de sectie Dierecologie van de Vrije Universiteit. De afgelopen decennia is er natuurlijk al ontzettend veel onderzoek aan plasticiteit gedaan, maar dat was er vooral op gericht om te bepalen onder welke omstandigheden fenotypische plasticiteit superieur is ten opzichte van niet-plastische strategieën. Ik wil echter één stap verder gaan. Gegeven dat de mate van fenotypische plasticiteit *zelf* een genetische eigenschap is die onder selectie staat, wil ik onderzoeken wat de evolutionaire effecten van fenotypische plasticiteit zijn. Ik onderscheid drie belangrijke componenten binnen het onderzoek.

1. Wat is het genetisch en fysiologisch mechanisme van fenotypische plasticiteit?
2. Hoe verhoudt fenotypische plasticiteit zich tot evolutie en soortvorming?

3. Wat is het effect van fenotypische plasticiteit op diversiteit van levensgemeenschappen?

Ik wil mij bij het beantwoorden van die vragen bewust niet beperken tot onderzoek aan één organisme. Hoewel het zeker voordelen heeft om alle *ins* en *outs* van een modeldier tot in de details te kennen, brengt zo'n benadering als risico mee dat de gevonden resultaten geen algemene geldigheid hebben. Evolutionaire aanpassingen kunnen worden opgedeeld in private en publieke mechanismen. Private mechanismen zijn slechts bij één of enkele organismen ontstaan en zijn over het algemeen minder interessant voor evolutionair biologen. Een publiek mechanisme is een aanpassing die bij vele soorten te vinden is en dat maakt het mogelijk onderzoeksbevindingen te extrapoleren naar andere soorten. Publieke mechanismen kunnen echter alleen geïdentificeerd worden door eenzelfde probleem bij verschillende proefdieren te onderzoeken. Ik hoop dat u vanmiddag ook niet met het idee naar huis gaat dat ik aan springstaarten, sluipwespen of vogels werk, maar dat u er van overtuigd bent dat in dit geval de vraag belangrijker is dan het modelsysteem.

De eerste vraag die ik wil onderzoeken is het genetisch en fysiologisch mechanisme waarmee fenotypische plasticiteit tot stand komt. Om te kunnen reageren op veranderende omgevingsfactoren, moet een keten van reacties plaatsvinden. Allereerst moet de omgevingsfactor, bv. temperatuur worden waargenomen via een receptor. Activatie van de receptor moet leiden tot de productie van een signaal dat het betrokken biochemische proces kan reguleren. Als laatste schakel moet de aanpassing van biochemie en fysiologie resulteren in een ander fenotype.

"Om de interactie tussen genen en hun omgeving te onderzoeken is temperatuur een logische keuze"

In de komende jaren zal ik deze reactieketen proberen op te helderen in het systeem van temperatuuradaptatie van de springstaart *Orchesella cincta*. Springstaarten zijn primitieve insecten die in de strooisellaag leven. *Orchesella cincta* is zeer algemeen, u kunt hem bij wijze van spreken in uw eigen tuin tegen komen. Net als het overgrote deel van alle

soorten op aarde zijn springstaarten koudbloedig. Dit betekent dat zij in hun metabolische regulatie direct afhankelijk zijn van externe temperatuurschommelingen. Ik heb net gezegd dat fenotypische plasticiteit alleen onder veranderende omstandigheden aan het licht komt. Van de abiotische factoren die het leven op aarde bepalen is temperatuur een van de meest variabele. Niet alleen vertoont het verloop in temperatuur temporele variatie door dag en nacht ritme, en seizoenseffecten, ook is er spatiele variatie in temperatuur door microklimatologische effecten. In de laatste decennia is daar nog het effect van menselijk handelen aan toegevoegd: klimaatverandering ten gevolge van het broeikas effect. Om de interactie tussen genen en hun omgeving te onderzoeken is temperatuur een logische keuze.

Het mooie van *Orchesella cincta* is dat deze voorkomt in gebieden met sterk verschillende temperatuursomstandigheden zoals meer gesloten naaldbos of loofbos, maar ook in open gebieden zoals heide of het struikduinlandschap. Het promotieonderzoek dat Maartje Liefing in mijn groep uitvoert, heeft laten zien dat populaties van *Orchesella* inderdaad verschillen in fenotypische plasticiteit voor temperatuur. De groeisnelheid van *Orchesella* uit het bos neemt sterker toe met temperatuur dan die van *Orchesella* uit de open heidevegetatie. In de praktijk betekent dit dat springstaarten uit het bos de warme momenten gedurende de dag makkelijker in verhoogde groeisnelheid kunnen omzetten. Als u weet dat deze springstaarten het favoriete voer zijn van vele soorten spinnen, kevers en pseudo-schorpioenen, snapt u wel dat hoe sneller zij het kwetsbare juveniele stadium ontgroeit zijn hoe hoger hun overlevings- en reproductie kansen zijn.

Waarom zijn deze koudbloedige organismen dan niet zo aangepast dat zij onder alle temperaturen snel kunnen groeien? Klassiek onderzoek van Hochachka en Somero (1984) heeft laten zien dat het fysiologisch geen probleem is om een hoge metabole activiteit te ontwikkelen bij koude omstandigheden. Vissen uit de Arctische gebieden vertonen een even hoog maximaal metabolisme als tropische vissen, maar bij temperaturen die zo'n 20 graden lager liggen. Wat dit plaatje niet laat zien zijn de kosten die aan deze reactie normen verbonden zijn. In de evolutionaire ecologie is vrijwel altijd sprake van een trade-off: De

efficiëntie van de ene eigenschap kan slechts verhoogd worden ten koste van een andere eigenschap. Oftewel, zoals Johan Cruijff het zo accuraat wist te formuleren "Elk nadeel heb ze voordeel". Is het zo dat een lage groeisnelheid op de ene temperatuur onvermijdelijk is om een hoge groeisnelheid op een andere temperatuur mogelijk te maken?

Hoe organismen met kosten en fysiologische beperkingen van fenotypische plasticiteit omgaan, kan alleen beantwoord worden als bekend is wat de schakels in de reactieketen van omgevingsfactor tot fenotype zijn. Momenteel loopt er een groot experiment met onze springstaarten waarbij in kaart wordt gebracht waar op de chromosomen zich de genen bevinden die met plasticiteit te maken hebben. De gebruikte techniek, QTL mapping genoemd, maakt gebruik van het feit dat een kruising tussen individuen met een hoge en lage mate van plasticiteit door recombinatie in de tweede generatie nakomelingen zal leiden tot een scala aan plasticiteitsniveaus. Tegelijkertijd zal dit nageslacht een mozaïek aan genen van de twee ouders hebben overgeërfd. Door middel van moleculaire markers kan herkend worden welke stukken chromosoom van welke ouder afkomstig zijn. De moleculaire markers die significant gecorreleerd zijn met de mate van plasticiteit van het nageslacht duiden op de aanwezigheid van een belangrijk plasticiteitsgen op die plek in het chromosoom. QTL mapping onthult niet alleen de topografische positie van de betrokken plasticiteitsgenen onthuld maar ook hoeveel genen verantwoordelijk zijn voor verschillen in de mate van fenotypische plasticiteit. Het achterhalen van de identiteit van plasticiteitsgenen is minder simpel maar wel een logische volgende stap.

Er is natuurlijk al wel enig idee in welke richting de betrokken genen voor temperatuurplasticiteit gezocht moet worden. Eerder onderzoek door Gerard Driessen in mijn groep heeft laten zien dat de mate van plasticiteit in verschillende eigenschappen, zoals ei-ontwikkelingssnelheid en groeisnelheid met elkaar gecorreleerd zijn. Dit is een sterke aanwijzing dat er ook een gemeenschappelijk fysiologisch mechanisme aan ten grondslag ligt. Een van de meest opvallende veranderingen die een temperatuurswisseling op celniveau veroorzaakt is een aanpassing in de samenstelling van de membranen

van cellen. Celmembranen bestaan uit een dubbele laag van fosfolipiden, een fosfaatgroep met twee lange vetzuurstaarten. Een verhoging van het aandeel onverzadigde vetzuren, maakt een hogere metabolische activiteit bij lage temperatuur mogelijk. Verschillen in de mate van temperatuursplasticiteit zouden wellicht te herleiden zijn tot verschillen in flexibiliteit van membraansamenstelling. Dit is een veelbelovende nieuwe richting van het onderzoek waar in de nabije toekomst de speciaal voor deze leerstoel aangestelde promovenda Coby van Dooremalen mee van start gaat.

Voor de komende jaren zal het verder ontrafelen van het plasticiteitmechanisme onze belangrijkste opdracht zijn. Ik sta daar

"QTL mapping
localiseert de genen
voor plasticiteit op
een genoomkaart"

natuurlijk niet alleen in. Samenwerking met genetici en fysiologen zowel binnen als buiten onze faculteit onontbeerlijk. Ik werk samen met verschillende onderzoekers zoals Klaus Fischer van de Universität Bayreuth, Thomas Tully van de Université Pierre

et Marie Curie in Parijs en Ary Hoffmann van de University of Melbourne, die aan dezelfde vragen werken binnen andere modelsystemen.

Om het mechanisme van fenotypische plasticiteit echt goed te begrijpen is het minstens zo belangrijk om te kijken naar eigenschappen waar GEEN fenotypische plasticiteit in waargenomen wordt. Welke schakel ontbreekt er in de keten van reacties die omgevingsfactor vertalen in fenotype? Tijdens mijn promotieonderzoek naar de evolutie van reproductieve strategieën van sluipwespen, kwam ik er achter dat diverse soorten sluipwespen een unieke en voor sommige mensen begerenswaardige eigenschap hebben: ze kunnen eten wat ze willen maar er komt geen grammetje vet aan. Zoals eerder vanmiddag ter sprake kwam bij het voorbeeld van de mens, is de mogelijkheid om zich aan te passen aan veranderende voedselomstandigheden essentieel voor de overlevingskansen van de meeste organismen. Als het voedselaanbod in de omgeving onvoorspelbaar is, of als er een periode van voedselschaarste verwacht wordt, kunnen dieren op deze

omstandigheden inspelen door een extra energievoorraad in de vorm van vetten aan te leggen en zo hun overlevingskans vergroten. Sluipwespen vormen zover we weten de enige uitzondering binnen het dierenrijk: Bij hen is aangetoond dat zij niet in staat zijn om zulke vetvoorraden te accumuleren zelfs als zij een overmaat aan voedsel innemen. Juist dit soort uitzonderingen op de algemene regel kunnen cruciaal zijn om sleutelgenen in het mechanisme van fenotypische plasticiteit te ontdekken.

De tweede vraag die ik wil beantwoorden is hoe fenotypische plasticiteit zich verhoudt tot evolutie en soortvorming? Zoals eerder gezegd is fenotypische plasticiteit een proces dat zich afspeelt binnen het leven van een individu, terwijl soortvorming vele generaties in beslag neemt. Een klassiek experiment van Conrad Waddington uit 1956, één van de grondleggers van het fenotypische plasticiteitonderzoek, toont aan dat fenotypische plasticiteit genetische verandering kan bewerkstelligen. Hij ontdekte dat sommige vliegen na blootstelling aan ether een afwijkende lichaamsvorm vertoonden, genaamd bithorax vanwege de dubbele thorax en een extra paar vleugels dat deze vliegen bezitten. Door telkens bithorax vliegen met elkaar te kruisen wist hij stabiele lijnen te verkrijgen die ook het bithorax fenotype vertoonden als zij *niet* aan ether blootgesteld werden. Het plastische fenotype kan dus door selectie geassimileerd worden in het genotype.

Fenotypische plasticiteit kan eigenschappen van organismen ook zodanig veranderen dat ze door de eigen soortgenoten niet meer als

"Fenotypische plasticiteit kan de aantrekkelijkheid van partners veranderen"

potentiële partner aantrekkelijk zijn. Bij de luzernevlinder leidt een koude temperatuur tijdens het popstadium tot een donkergrijze vleugelkleur. Donkere individuen ontvangen beduidend minder paringen dan felgele exemplaren. Daarentegen kan

plasticiteit in bijvoorbeeld de zang van vogels er juist voor zorgen dat mannetjes door vrouwtjes geaccepteerd worden. Om in de praktijk te onderzoeken of fenotypische plasticiteit het proces van soortvorming bevordert of afremt zou beduidend langer duren dan de periode van

deze leerstoel en zelfs langer dan de gemiddelde academische carrière. Voor het beantwoorden van deze vraag moet ik dan ook mijn toevlucht nemen tot theoretische modellen die evolutie en plasticiteit simuleren.

Ik richt mij daarbij op ecologische soortvorming waarbij verschillen in natuurlijke selectie de uiteindelijke oorzaak zijn van reproductieve isolatie tussen soorten, en niet geografische isolatie. In de belangrijkste bestaande modellen voor ecologische soortvorming is fenotypische plasticiteit buiten beschouwing gelaten. De genetische architectuur van eigenschappen onder selectie wordt wel expliciet gemodelleerd, maar er wordt simpelweg aangenomen dat er een één op één relatie tussen genotype en fenotype bestaat. Het gemak waarmee deze modellen soortvorming als gevolg van divergente natuurlijke selectie voorspellen staat dan ook in schril contrast met de weinige gevallen waarin ecologische soortvorming empirisch bewezen is. Mijns inziens kan het inbrengen van een interactie tussen genotype en omgeving in soortgelijke modellen, tot een beperktere, maar veel realistischere set van randvoorwaarden leiden waaronder ecologische soortvorming kan plaatsvinden.

Vocaal leren bij vogels is een speciaal geval van fenotypische plasticiteit: onder invloed van een soortgenoot die als zangtutor optreedt, leren vogels hun liedjes en veranderen zo hun zangkarakteristieken. De zangkarakteristieken spelen een belangrijke rol bij de keuze van een vrouwtje voor een partner, zowel als bij het verdedigen van het territorium tegen andere mannetjes. In samenwerking met Hans Slabbekoorn van de Universiteit Leiden heb ik door middel van een modelstudie laten zien dat het voor de evolutie van vogelzang uitmaakt hoe precies een vogelmannetje zijn liedjes leert maar vooral ook op welk moment in zijn leven hij stopt met leren. Als het mannetje zijn liedjes leert voor hij zijn ouderlijk nest verlaat, evolueert vogelzang minder snel dan als het mannetje zijn level lang blijft leren. In het laatste geval kan het mannetje zijn zang nog aanpassen aan zijn nieuwe burens en succesvoller zijn territorium verdedigen. De timing van fenotypische plasticiteit is dus bepalend voor het effect van plasticiteit op evolutie. Toch is dit niet het hele verhaal. De huidige modellen hebben geen betrekking op *ecologische*

soortvorming. Natuurlijke selectie op zang, bijvoorbeeld ten gevolge van verschillen in achtergrondgeluid of akoestische eigenschappen van het habitat is niet in het model opgenomen. Of zangleren nog steeds het ontstaan van nieuwe soorten versnelt als zang onder selectie staat, zal nog moeten blijken uit uitgebreidere versies van het model.

Tot slot de derde vraag die met betrekking tot fenotypische plasticiteit om aandacht vraagt. Wat is het effect van plasticiteit op diversiteit en functioneren van levensgemeenschappen? Deze vraag raakt aan een nieuwe onderzoeksdiscipline die ik Evolutionary Community Ecology zou willen noemen, in het goed Nederlands: Evolutionaire levensgemeenschapbiologie. Daarmee bedoel ik niet dat levensgemeenschappen als evoluerende entiteiten kunnen worden beschouwd. Integendeel, ik wil de nadruk leggen op het feit dat ook in het functioneren van complexe systemen, veranderingen uiteindelijk voortkomen uit selectie en aanpassing op het niveau van individuen. Gegeven het feit dat voedselwebben en nutriëntenkringlopen al ingewikkeld genoeg worden door de grote aantallen soorten en functionele groepen

die men erbij moet betrekken, bestaat de neiging voor het gemak plasticiteit binnen soorten te

"Ook in levensgemeenschappen zijn veranderingen het resultaat van selectie op *individuen*."

negeren. Maar fenotypische plasticiteit kan wel degelijk interspecifieke effecten hebben, denk maar aan predator geïnduceerde morfologische plasticiteit bij prooi-soorten zoals de watervlo. Ook een verschil in reactienormen bij predator en prooi kan fenotypische plasticiteit bij fluctuerende omstandigheden een intertrofisch karakter geven. Daarnaast nemen soorten met een grotere fenotypische plasticiteit mogelijk een bredere niche in en kunnen daarmee minder plastische soorten uit het ecosysteem verdrijven.

Evolutionaire concepten kunnen binnen de levensgemeenschapbiologie zeker hun nut bewijzen. In een recent artikel van Pigliucci en mede-onderzoekers, wordt de mate van fenotypische plasticiteit in invasieve planten vergeleken met hun niet-invasieve verwanten. De algemene trend in deze meta-analyse is dat invasieve planten

inderdaad een verhoogde plasticiteit vertoonden in relevante fysiologische en morfologische eigenschappen. Een typisch voorbeeld is het invasieve smal streepzaad dat op nutriëntarme grond even veel bloemen produceert als het niet-invasieve borstelstreepzaad. Onder fosfaatrijke omstandigheden weet de invasieve soort echter de bloemproductie te verviervoudigen ten opzichte van de niet-invasieve soort, en profiteert zo veel sterker van het toegenomen nutriëntenaanbod. Het lijkt erop dat invasieve soorten door hun verhoogde fenotypische plasticiteit succesvoller zijn in gunstige condities en zo andere soorten uit het systeem verdrijven.

Ook klimaatverandering zorgt door een verhoging van de wintertemperatuur in de gematigde gebieden voor gunstigere groeicondities en veel soorten breiden hun leefareaal in noordelijke richting uit. De Nederlandse flora en fauna wordt verrijkt met nieuwe soorten, maar tegelijkertijd worden andere soorten ook verdrongen door immigranten. Het kan niet genoeg benadrukt worden dat de huidige opwarming van de aarde desastreus is voor de kwetsbare poolgebieden en alpiene ecosystemen. Maar tegelijkertijd biedt het biologen een natuurlijk experiment van ongekende omvang dat fascinerende inzichten kan geven in de ontwikkeling en het functioneren van levensgemeenschappen. Op dit gebied zie ik ook ruimschoots mogelijkheden voor samenwerking met mijn collega bij Dierecologie Matty Berg en de collega's van systeemecologie Hans Cornelissen en Rien Aarts.

Waarde toehoorders, ik hoop met dit verhaal de verborgen variatie van fenotypische plasticiteit aan het licht gebracht te hebben. Onderzoek aan fenotypische plasticiteit is zeker niet de makkelijkste richting binnen de evolutionaire ecologie, maar mijn inziens uitermate relevant voor ons begrip van evolutie en het behoud van diversiteit. Ik ga de uitdaging graag aan en hoop de komende jaren dit onderzoek in samenwerking met al mijn collega's uit te kunnen voeren.

Tot slot wil ik nog enige woorden wijden aan de Fenna Diemer Lindeboom leerstoelen. Misschien bent u het tijdens mijn rede even vergeten, maar het kan u nauwelijks ontgaan zijn dat zich onder het cortège van hoogleraren hier aanwezig enkel mannen bevinden. Een

vrouw in toga is anno 2006 nog steeds een zeldzaamheid in Nederland. Onderzoek heeft duidelijk gemaakt dat de achterblijvende vertegenwoordiging van vrouwen in de hoogste academische functies niets te maken heeft met mindere capaciteiten of mindere ambities van vrouwen. De belangrijkste oorzaak zijn de heersende stereotypen over professoren: zeg nou eerlijk, bij het woord "professor" denken we aan een oude grijze man. Met de instelling van vier Fenna Diemer Lindeboom leerstoelen voor getalenteerde vrouwen, heeft de Vrije Universiteit het lef om verder te denken. Fenna Diemer Lindeboom was in de jaren dertig één van de eerste vrouwen die aan de Vrije Universiteit promoveerde. Met haar baanbrekende carrière heeft zij de weg vrijgemaakt voor andere vrouwen om het onderzoek in te gaan. Nu, 70 jaar later, promoveren er vrijwel net zoveel vrouwen als mannen aan de VU. Het aandeel vrouwen in hoogleraarposities blijft echter sterk achter. Ik hoop dat we niet nog eens 70 jaar hoeven te wachten voordat een evenredige vertegenwoordiging van vrouwen onder hoogleraren bereikt is. Ik denk vanuit mijn huidige positie een persoonlijke bijdrage hieraan te kunnen leveren door jonge vrouwelijke onderzoekers te stimuleren hun wetenschappelijke mogelijkheden te ontplooiën.

Hiermee ben ik aan het einde gekomen van het inhoudelijk deel van deze rede. Ik wil graag van de gelegenheid gebruik maken om nog enige woorden van dank uit te spreken. Allereerst wil ik de Rector Magnificus en het College van Bestuur van de Vrije Universiteit dank zeggen voor deze benoeming als hoogleraar. Ook het faculteitsbestuur van Aard en Levenswetenschappen wil ik bedanken voor hun inspanningen en de extra financiële ondersteuning van deze leerstoel. Er zijn vele mensen geweest die zich ingespannen hebben bij het creëren van de Fenna Diemer Lindeboom leerstoelen en ik wil hier in het bijzonder Ida Stamhuis bedanken. Verder dank aan alle mensen van het Equal project voor hun publicitaire activiteiten.

Op de werkvloer zijn natuurlijk mijn collega's van Dierecologie zeer belangrijk. De aangename werksfeer die er op onze afdeling heerst en de bereidheid van allen om elkaar te hulp te schieten maakt dat ik elke dag met heel veel plezier naar mijn werk ga. In het bijzonder wil ik Professor Nico van Straalen bedanken voor de vrijheid en steun die hij

mij geeft om een eigen onderzoeksgroep binnen de Dierecologie op te zetten. En Professor Verhoef, beste Herman, ik waardeer je advies en opinie als van geen ander, ik hoop je nog lange tijd als buurman te hebben. Daarnaast hoop ik dat de goede samenwerking met de collega's binnen het Instituut voor Ecologische Wetenschappen op het gebied van onderzoek en onderwijs voortgezet kan worden. Over onderwijs gesproken: ook een woord van dank aan de studenten. Zij houden mij scherp. De positieve evaluaties van mijn onderwijs stimuleren me om de cursussen met enthousiasme te geven en het commentaar helpt bij het verbeteren van mijn onderwijs. De vele stagestudenten die een onderwerp komen doen laten zien dat dierecologie nog steeds erg in trek is.

Een groot aantal mensen zijn van invloed geweest op mijn wetenschappelijke ontwikkeling voor ik naar de VU kwam. Ik wil er een aantal noemen. Professor

Jacques van Alphen en Dr. Jan Sevenster waren mijn leermeesters tijdens mijn promotie-onderzoek in Leiden. Ik wil hen bedanken voor hun kundigheid en inspiratie. Verder bedank ik Dr. Carol Boggs die haar enorme kennis van evolutionaire ecologie met mij wilde delen en mijn postdoctorale onderzoek aan Stanford University mogelijk heeft gemaakt. Tenslotte wil ik mijn vrienden bedanken. Vele van hen ken ik al sinds mijn studietijd in Utrecht. De meesten van hen waren niet in het minst verbaasd toen ik hen vertelde dat ik hoogleraar werd. Dat hadden ze altijd al wel gedacht. Voor hen maakt het gelukkig dus geen verschil of ik nu daadwerkelijk deze pet draag of niet.

En dan Dr. Slabbekoorn, lieve Hans. Samen zijn we er in geslaagd onze wetenschappelijke carrières te combineren. En samen hebben we nu ook nog twee mooie mini-mensjes: Sven en Lana. Dat maakt het leven niet makkelijker, maar wel mooier. Ik prijs me gelukkig een partner te hebben die mij volledig steunt en trots is op mijn succes.

Als laatste wil ik mijn ouders bedanken. Om in termen van

"Ik hoop dat we niet
nog eens 70 jaar
hoeven te wachten
voordat een evenredige
vertegenwoordiging
van vrouwen onder
hoogleraren is bereikt"

fenotypische plasticiteit te blijven: zij hebben mij niet alleen de genetische aanleg gegeven om dit te bereiken, maar mij vooral ook een liefdevolle en stimulerende omgeving geboden waarin ik mij in alle vrijheid kon ontwikkelen en altijd zelf mijn weg kon kiezen en dat heeft er zeker voor gezorgd dat ik vandaag hier sta.

Dank u allen voor uw aandacht. Ik heb gezegd.

Referenties

Darwin, C. 1872. *On the origin of species*. Murray, London.

De Deyn, G.B., Raaijmakers, C.E., Zoomer, H.R., Berg, M.P., de Ruiter, P.C., Verhoef, H.A., Bezemer, T.M. & van der Putten, W.H. 2003. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422: 711-713.

Hochachka, P.W. & Somero, G.N. 1984. *Biochemical adaptation*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Monitor Vrouwelijke hoogleraren 2006. Stichting de Beauvoir in samenwerking met de VSNU, Equal en LNVH.

Nussey, D.H., Postma, E., Gienapp, P. & Visser, M.E. 2005. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* 310: 304-306.

Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J. & Pigliucci, M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9: 981-993.

Waddington, C.H. 1956. Genetic assimilation of the bithorax phenotype. *Evolution* 10: 1-13.

